昆 虫 学 报 Acta Entomologica Sinica，April 2003，46（2）：196 – 200 ISSN 0454-6296

金毛弓背蚁行为谱与社会分工的研究

王正军[1]，刘志斌[2]，张爱兵[1]，李典谟[1*]
（1. 中国科学院动物研究所，农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京 100080
2. 茨城大学理学部自然历史室，水户 310-8512 日本）

摘要：本研究在室内模拟自然蚁巢的结构和条件下，使用个体标记和直接观察法对一巢金毛弓背蚁 *Componotus tonkinus* 的行为类型和社会分工进行了研究。共34只来自同一巢穴的工蚁被标记。在持续一周的观察过程中对每只蚂蚁所执行的每种行为的频率进行了统计和聚类分析。结果表明：金毛弓背蚁可以区分出12种基本行为类型；该蚂蚁的成员大致可以分为5个功能组，即繁殖（蚁后1个）、觅食（由10个工蚁组成，主要负责觅食）、巢穴内的维护及护育（由16个工蚁组成，主要负责巢穴的维修、清理及护育）、巢穴的防卫（包括3个工蚁，行巢穴防卫）及不活跃型（含5个工蚁）。

关键词：金毛弓背蚁；行为谱；社会分工
中图分类号：Q968.1 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2003）02-0196-05

Ethogram and labor division in the carpenter ant *Componotus tonkinus*

WANG Zheng-Jun[1]，LIU Zhi-Bin[2]，ZHANG Ai-Bing[1]，LI Dian-Mo[1*] （1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insect and Rodents，Institute of Zoology，Chinese Academy of Sciences，Beijing 100080，China；2. Natural History Laboratory，Faculty of Science，Ibaraki University，Mito 310-8512，Japan）

Abstract：The social behaviors of the carpenter ant *Componotus tonkinus* were studied in a semi-natural condition，by observing individual activity. Thirty-four workers from a small colony were individually marked. In a total of seven-days observation，the types and frequency of the behaviors displayed by individual ants were recorded. Hierarchical cluster analysis of behavioral frequency data was carried out to determine the labor divisions in the colony. At least 12 behavior types were identified. The colony members were organized around five functional groups：the reproductive group（the queen），foraging group（10 workers），nest caring group（16 workers），defence group（3 workers）and inactive group（including 5 workers）.

Key words：*Componotus tonkinus*；ethogram；labor division

行为谱（ethogram）的建立与社群各成员的职能（function），即社会分工（labor division）是社会昆虫学研究的重要课题（刘志斌等，1997），也是探讨某一社会昆虫行为、社会组织和调节及行为比较工作的起点（Holldobler and Wilson，1990）。早期的研究主要靠野外随机观察并配合室内对个体在隔离状态下的定性描述来完成（Jaisson *et al*.，1988），但其方法有明显不足之处：（1）缺乏系统性：因为在野外随机观察只能获取蚂蚁地面活动的状况，无法了解蚁穴内的行为；（2）非自然性：室内对个体在隔离状态得到的结果并不能客观反映自然状态下蚂蚁的行为，因为蚂蚁是社会性的，离开它的社会群体，行为不会得以自然表达；（3）非定量性：无法量化各种不同行为的频率；（4）模糊性：因为观察不是基于个体，所以无法了解每个蚂蚁在社群的角色，个体间的社会相互作用，以及社会群体内部的调节和对外部环境变化的适应性反应。Fagen 和 Goldman（1977）及 Wilson 和 Fagen（1974）首次在实验室内对半自然状态下的蚂蚁巢进行了定量、系统的观察，并利用统计学方法估计蚂蚁总行为谱。之后的学者应用发展了此法，并使用了摄影、摄像技术和多元统计分析方法（Fresneau and Charpin，

基金项目：国家重点基础研究发展规划项目（TG2000016210）；中国科学院创新方向项目（KSCX2-SW-103）；国家自然科学基金资助项目（30170158）
作者简介：王正军，男，1968年9月生，博士，从事昆虫生态学研究，E-mail：wangzj@panda.ioz.ac.cn
* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：lidm@panda.ioz.ac.cn
收稿日期 Received：2002-09-11；接受日期 Accepted：2003-01-08

1977；Brandao，1978；Carlin，1981；Corbara *et al*.，1986）。这些新方法极大地丰富了行为谱的研究内容，加深了人们对蚂蚁社会分工和调节的了解，诸如社群内的功能组（function group）、分工与年龄组（age groups）的关系（Calabl and Traniello，1983；Wilson，1983，1984）、功能组的适应性转化（Gordon，1988）、社群内蚂蚁个体间行为的差异（Calabi and Rosengaus，1988；Corbara *et al*.，1989）。至此，人们对蚂蚁的行为类型与分工现象开始有了一个比较完整的了解。就国内而言，有关行为谱和分工的研究尚未见到报道。本研究在国内首次以金毛弓背蚁为材料对其社群的行为类型与分工进行了定性和定量的观察和分析，目的在于建立该蚂蚁种类的行为谱和社会结构，为进一步的生理、生态和比较行为研究奠定基础。

1　材料和方法

1.1　蚂蚁来源

金毛弓背蚁为单王群（monogyny），封闭式建巢（claustral founding）类蚂蚁。本实验的材料整巢采之于陕西省西安市，在室内将土壤分离后置于塑料盒（20×15×8 cm）内常温培养。实验是在模拟蚂蚁的人工蚁巢内（图 1）进行的。样本社群包括 1 个蚁后、5 个大型工蚁、6 个中型工蚁、23 个小型工蚁及卵 20 粒、幼虫 10 个和蛹 5 个。大、中和小型工蚁按头宽（HW）划分，其头宽的范围分别为 HW > 2.15 mm，1.55 mm < HW < 2.15 mm 和 HW < 1.55 mm（王常禄等，1989）。食物为以鸡蛋和蜂蜜为主要原料的人工培养基。

1.2　观测方法

应用社群标记方法（group marking method）（Brandao，1978）和可视化记录技术（visual-recording technique）（Carlin，1981）对该蚂蚁的行为类型与分工进行了详细观察。这种方法包括四个相互关联的步骤：（1）组建样本社群并对工蚁逐个标记。标记采用各色油漆或颜料少量着于蚂蚁体躯即可；（2）观察和统计蚂蚁共有多少种行为，并建立行为谱；（3）对组建的社群进行定期（每小时一次，每天扫描观察 4 次，持续一周）扫描观察，记录所有个体的行为类型及频数；（4）通过对社群中每个个体所表现的行为及其频率的分析，决定功能组（functional castes）或行为品级（behavioral sub-castes）。本研究用可变类平均法对行为频率数据进行了聚类分析，分析所用软件为 DPS2000（版本 2.0）。

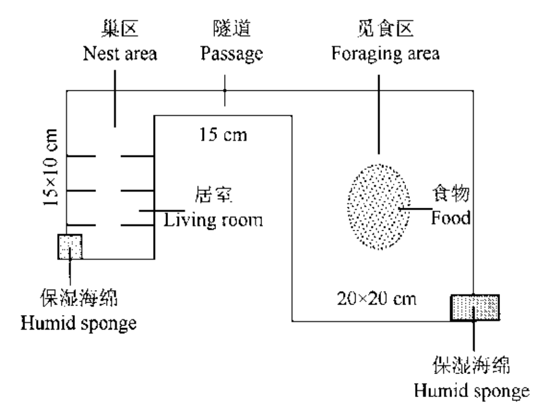


图 1　人工蚁巢平面结构示意图

Fig. 1　Stylized sketch of artificial nest

2　实验结果

2.1　金毛弓背蚁的行为类型和行为谱

蚂蚁在生活过程中，往往表现出许多各不相同的行为动作，这些行为动作串联在一块，就组成了各个目的不同的行为活动。为了研究的方便，我们将这些相互联系的行为活动分割开来，组成特征各异的蚂蚁活动的行为谱，亦即蚂蚁行为类型的目录。下面，对这些行为类型的特征及功能作一简要描述。

2.1.1　行为类型：我们将该种的行为进行了分类和命名，根据功能主要可归为 5 大类，共计 12 种行为类型，现分述如下：

（1）互哺和护育

巢内互哺：蚂蚁在巢内相互交换液体食物的活动。

护育：包括对卵、幼虫、蛹的舔洗、吐喂等行为；对蚁后的舔洗、梳理及产卵过程中的帮助行为等。

吐喂：吐出体内液滴于蚁后、雄蚁或其它工蚁的行为类型。

（2）觅食和取食

觅食：蚂蚁在巢外搜寻食粒并搬运至巢内的行为类型。此外，蚂蚁在巢内吐喂活动前的求食行为亦属觅食范畴。

巢外取食：工蚁在巢外取食。

（3）巢穴内的维护

处理尸体：用唇舔洗或用上颚夹咬蚂蚁的尸体、搬运尸体到墓穴或其它远离巢穴的地方。

处理巢内原料：这是对巢穴的整理和清洁活动，工蚁将巢内的废弃原料、异味物质等搬离隧道或蚂蚁住室。

（4）巢穴防卫：兵蚁在巢口防御、在巢外报警或攻击入侵者等行为类型。

（5）其它

搬运同伴：工蚁用上颚或前足夹持、翻滚、搬运卵、幼虫、蛹到一个新的地点；或用上颚夹住另一工蚁，将其举起并搬运回巢穴或新的定居点的行为类型。

静止不动：一种不食不动且不与其它蚂蚁发生相互作用的类似静休的状态。这种状态可能对于蚂蚁个体保持、恢复体能、减少消耗及重新开始活动有作用，另外在许多蚂蚁种类里，存在一类“懒散”个体，可能是社会劳力的“储备军”。

不明行走活动：一种目的不明的活动。

梳理：是一种清洁求适行为。包括自我舔洗、用触角或前足梳理其附肢或体躯；接受其它工蚁的梳理、舔洗等活动。

2.1.2 金毛弓背蚁的行为谱：通过对以上12种行为类型的观测，得到金毛弓背蚁的行为谱（表1）。

表1 金毛弓背蚁的行为类型及其发生频率（行为谱）

Table 1 Types and frequencies of behavior in *Componotus tonkinus*（Ethogram）

行为类型 Behavioral type	大工蚁 Large worker（$n=169$）	中工蚁 Middle worker（$n=165$）	小工蚁 Little worker（$n=527$）
巢内互哺 trophallaxis in nest	0.0061	0	0.0133
护育 nursing	0.1091	0.0473	0.0171
吐喂 regurgitating	0.1736	0.0710	0.0455
觅食 foraging	0.0527	0.1657	0.2049
巢外取食 feeding outside nest	0.0061	0.0828	0.0209
处理尸体 disposal of dead ants	0	0.0414	0.0266
处理巢内原料 handling nest material	0	0.0059	0.0038
巢穴防卫 guarding	0.0242	0.0059	0
搬运同伴 carrying nestmate	0.0121	0.0178	0.0095
静止不动 resting	0.3697	0.2130	0.2657
不明行走活动 aimless activity	0.1091	0.1775	0.1404
梳理 grooming	0.1363	0.1834	0.2524

对照行为谱，可以看出大、中和小三种类型的工蚁在行为上的异同点：（1）相同点：它们的静止不动、自我照顾等动作所占的比例都很高；同繁殖蚁比较，三者展示的行为类型都较多。（2）不同点：大工蚁多从事于室内活动，如巢穴防卫、照顾幼体等；中小工蚁多从事于巢外觅食、室内清洁等活动。此外，三者在具体的行为方式上亦存在差异，比如大工蚁的攻击性明显强于中、小工蚁，中、小工蚁在行动上则显得快捷而灵活。

2.2 社会分工

通过观察，发现金毛弓背蚁存在着明显的分工。无论是住室内聚居于生殖蚁周围的护幼工蚁、巢外觅食工蚁、巢内清洁工蚁还是防卫巢口的兵蚁，它们都有条不紊、各司其责。为详细更客观地反映该社群的分工情况，特别是哪些工蚁主要执行哪些功能，我们对行为频率数据进行了聚类（图2）。

根据聚类分析的结果并结合实际的观察，我们将该种蚂蚁社群所有个体的行为职能分为5个功能组，它们的组成和功能分别为：

（1）繁殖：蚁后1个，社群内唯一的单个体组群，在成熟的巢内其主要职能是产卵；

（2）觅食：由10个工蚁组成，主要负责觅食，相互作用频繁；

（3）巢穴内的维护及护育：由16个工蚁组成，主要负责蚁穴的维修、清理及护育幼体和蚁后；

（4）巢穴的防卫：包括3个工蚁，行巢穴防卫和报警，它们常守护于蚁后周围或在巢口附近担任警戒；

（5）不活跃型：含5个工蚁，其特点是不活

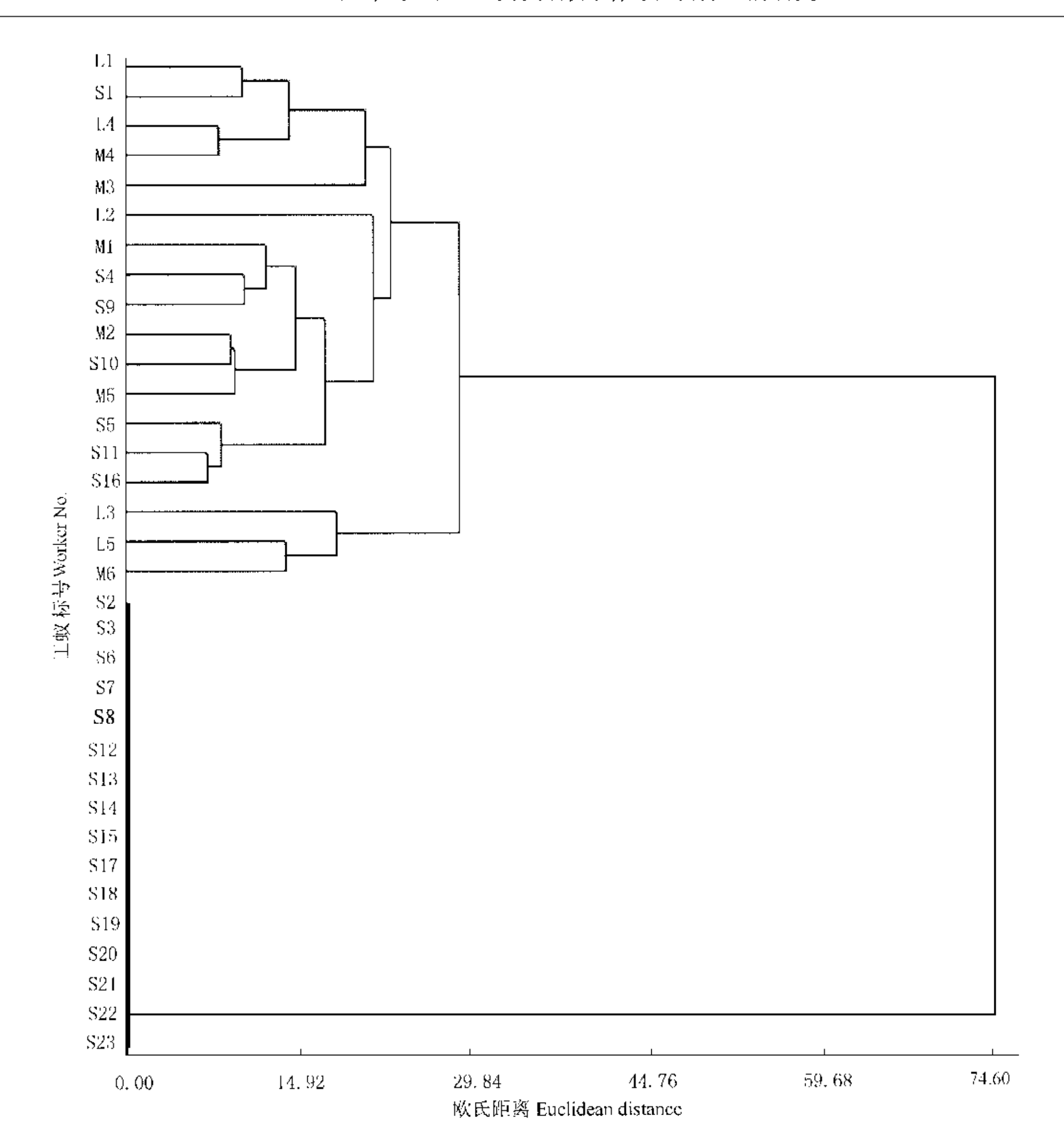


图 2　金毛弓背蚁行为类型聚类分析树状图

Fig. 2　Hierarchical cluster analysis of *C. tonkinus* behavior

跃，受到其它工蚁的照顾（在巢穴发展阶段，还包括所有雄蚁和不育雌蚁）。

3　讨论

观察表明：在金毛弓背蚁社群中，个体间有明显的分工，这些职能分工分别被一些行为类型非常相似的个体组成的功能组所承担，这些功能组彼此协调合作，共同确保整个社群的生存、繁衍。在此需要注意的是在蚂蚁生活过程中，各个功能组和个体并非界限分明，一成不变，而是根据年龄和社群的需要而转化（Calabl and Traniello，1983；Wilson，1983，1984；Gordon，1988.）。就个体而言，存在两个问题，一是角色转换，即某个个体在生活过程中承担着不只一种职能，比如从事于觅食的个体亦可能担任照顾幼体的职能，这就要求个体依据周围环境不断转换其原来的职能；另一个问题是角色替补，当承担某一职能的个体死亡或受伤时，社群会新产生一些个体去执行同一职能，亦可能由承担另一些职能的个体转而接替死亡或受伤的个体角色。就各个功能组而言，其内部成员所呈现的行为类型和职能也是多种多样的，只是从整体而言，所有成员在某些行为上非常类似从而使它们趋向于某一个或几个功能类型。此外，功能组的大小亦不是固定不变的，而是随着社群的发展而不断的调整和变化。

和其它蚂蚁一样，金毛弓背蚁具有超社会性（euosocity）（刘志斌等，1997；Holldobler and Wilson，1990；Wilson，1971），这可以用以下几个事实予以说明。（1）整个社群不同品级的众多个体以蚁后为

核心聚居于地下巢穴之中。金毛弓背蚁为单蚁后种类，其巢穴中亦可能存在几个或多个新的尚未婚飞的繁殖蚁。但这些繁殖蚁无论是雌性还是雄性，都不行繁殖职能，而且生活不能独立，需要其它工蚁喂养。蚁后是唯一具生殖功能的个体，产卵和护幼是它的主要职能。巢穴中的众多工蚁以照顾蚁后和幼体为中心，通过觅食、护幼和防卫等活动，共同确保社群的繁衍和稳定。蚂蚁的这种有组织的高度社会性的行为特性，是在自然选择作用下长期演化的结果，同非社会性昆虫比较，蚂蚁的这种有组织的群体性行为具有明显的优越性和更广泛的适应性（谭声江等，2001）。（2）社群的分工。分工现象的存在客观上是生存的需要和演化的结果，而本质上是社会性的集中体现。更加粗放地，我们可以将整个社群分为获取物质和能量功能组及储存、分配物质和能量功能组，它们的功能虽然不同，但其目的只有一个，即确保其社会群体的延续性。

参 考 文 献 （References）

Brandao C R F，1978. Sequential ethograms along colony development of *Odontomacbus affinis* Guerin（Hymenoptera，Formicidae，Ponerinae）. *Ins. Soc.*，30：193－203.

Calabi P，Rosengaus R，1988. Interindividual differenceds based on behavior transition probabilities in the ant *Camponotus sericeiventris*. In：Jeanne R L ed. Interindividual Behavioral Variability in Social Insects. Westview Press，Boulder & London. 61－89.

Calabl P，Traniello J F A，Werner M H，1983. Age polyethism：its occurrence in the ant *Pheidole bortensis* and some gerneral considerations. *Psyche*，90（4）：395－412.

Carlin N F，1981. Polymorphism and division of labour in the dacetine ant *Orectognathus versiocolor*（Hymenoptera，Formicidae）. *Psyche*，88（3－4）：231－244.

Corbara B，Fresneau D，Lachaud J P，Leclerc Y，Goodall J，1986. An automated photographic technique for behavioral investigations of social insects. *Behavioural Processes*，13：237－249.

Corbara B，Lachaud J P，Fresneau D，1989. Individual variability，social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger（Hymenoptera，Formicidae）. *Ethology*，82：89－100.

Fagen R M，Goldman R M，1977. Behavioral catalog analysis method. *Animal behavior*，25：261－274.

Fresneau D，Charpin A，1977. Une solution photographic au probleme du marquage individuel despetits insectes. *Annales de la Societe Entomologique de France*（N. S.），13：1－5.

Gordon D，1988. The group context in role switching in harvester ants. In：Jeanne R L ed. Interindividual Behavioral Variability in Social Insects. Westview Press，Boulder & London. 53－59.

Holldobler B，Wilson E O，1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard Univ. Press，Cambridge，Mass. 732.

Jaisson P，Fresneau D，Lachaud J P，1988. Individual traits of social behavior in ants. In：Jeanne R L ed. Interindividual Behavioral Variability in Social Insects. Westview Press，Boulder & London. 1－52.

Liu Z B，Zheng Z M，Wang Q C，Wang Z J，1997. Sociobiology and social entomology. In：Yang X K，Wu H eds. Research Progress in Entomology. Beijing：China Forestry Press. 19－20.［刘志斌，郑哲民，王青川，王正军，1997. 社会生物学与社会昆虫学. 见：杨星科，吴鸿主编. 昆虫学研究进展. 北京：中国林业出版社，19－20］

Tan S J，Chen X F，Wang Z J，Liu Z B，2001. Studies on kin recognition of *Camponotus japanicus*：test of aggressive behavior and RAPD-PCR analysis. *Acta Entomologica Sinica*，44（3）：373－377.［谭声江，陈晓峰，王正军，刘志斌，2001. 日本弓背蚁亲系识别的研究：攻击行为测试与RAPD-PCR分析. 昆虫学报，44（3）：373－377］

Wang C L，Xiao G R，Wu J，1989. Taxonomic studies on the genus *Camponotus* Mayr in China（Hymenoptera，Formicidae）. *Forest research*，2（3）：221－228.［王常禄，萧刚柔，吴坚，1989. 中国弓背蚁属（膜翅目：蚁科）. 林业科学研究，2（3）：221－228］

Wilson E O，1971. The Insect Societies. The Belknap Press of Harvard University Press，Cambridge，MS.

Wilson E O，1983. Caste and division of labour in the leaf-cutter ants（Hymenoptera，Formicidae：Atta）. Colony ontogeny of *A. cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*，16：55－60.

Wilson E O，1984. The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole*（Hymenoptera，Formicidae）. *Behav. Ecol. Sociobiol.*，16：89－98.

Wilson E O，Fagen R M，1974. On the estimation of total behavioral repertoires in ants. *J. N. Y. Entomol. Soc.*，82：106－112.